

TRANSFORMATION MORPHOLOGIQUE DU MÂLE EN FEMELLE CHEZ L'ISOPODE ÉPICARIDE *HEMIONISCUS BALANI* BUCHHOLZ.

par

Marie Goudeau

Laboratoire de Zoologie et Station biologique de Roscoff, Faculté des Sciences de Paris.

Résumé

Hemioniscus balani, Epicaride à hermaphrodisme protérandrique, possédant au stade mâle une segmentation normale d'Isopode, passe, lors de la métamorphose sexuelle, par une phase transitoire marquée par une distension des formations articulaires reliant les trois derniers somites thoraciques libres. L'animal subit ensuite une seule demi-mue, affectant non seulement la région du corps qui est postérieure au 4^e segment thoracique libre, mais également une portion importante du tergite de ce même somite ; l'*Hemioniscus* acquiert ainsi les caractères morphologiques de la femelle sans aucun indice de mue concernant le tégument de sa région antérieure. La demi-mue postérieure, liée sans aucun doute à la dualité de la mue caractérisant les Isopodes, s'en écarte cependant par l'originalité de son déroulement et par la position inhabituelle de la ligne de rupture cuticulaire transversale qui, dorsalement, est plus antérieure que chez les autres Isopodes. La femelle possède une région antérieure presque semblable à la région correspondante du mâle, alors que le reste du corps a perdu toute trace de segmentation et d'appendices ; la présence d'un système particulier de jonction entre ces deux régions dès le premier stade femelle, permettra aux demi-mues successives de s'effectuer ultérieurement.

L'Epicaride *Hemioniscus balani*, parasite de *Balanus balanoides* (L.), a donné lieu à des études tant anatomiques que morphologiques et biologiques, toutes plus ou moins fragmentaires et souvent contradictoires. Ainsi, plusieurs auteurs se sont successivement intéressés à cet Isopode, principalement Buchholz (1866), Bate et Westwood (1868), Kossmann (1884), Sars (1899), Caullery et Mesnil (1899) (1901). Buchholz décrit, dans son travail fort intéressant concernant l'*Hemioniscus*, un stade larvaire qui, en fait, n'est autre que le mâle de ce parasite, reconnu ensuite comme tel successivement par Bate et Westwood, par Kossmann et, en dernier lieu, par Caullery et Mesnil. Après examen d'un unique exemplaire, Buchholz envisage la transformation morphologique du « stade larvaire » en femelle comme s'accomplissant au cours d'une seule mue. En fait, nous savons d'après les travaux de Caullery et Mesnil, confirmant l'opinion émise par Bate et Westwood, puis par Kossmann, qu'*Hemioniscus balani* représente un cas d'hermaphrodisme protérandrique dont le déterminisme hormonal, pour le moment totalement inconnu, sera étudié ultérieurement.

L'Epicaride passe donc de l'état mâle à l'état femelle, tout en subissant des modifications morphologiques d'une importance telle que l'on peut considérer ce phénomène comme une véritable métamorphose sexuelle.

Cependant, Caullery et Mesnil ne semblent pas avoir totalement élucidé par quel processus s'effectue l'acquisition des nouveaux caractères morphologiques lors de l'inversion sexuelle ; ils admettent simplement l'éventualité d'un phénomène de mue, sans toutefois l'avoir jamais réellement observé. J'ai donc examiné des populations d'*Hemioniscus balani*, actuellement parasite fréquent d'*Elminius modestus* (D.), à Roscoff, en vue d'établir de façon précise les conditions dans lesquelles s'effectue la métamorphose sexuelle.

Les données de la littérature relatives à la description morphologique de la femelle sont peu nombreuses, le plus souvent succinctes et parfois contradictoires. D'après les dessins de Buchholz, la région antérieure de la femelle serait formée de la tête et de trois segments thoraciques, le plus postérieur étant de beaucoup le plus large. Cependant, dans sa description, l'auteur mentionne l'existence de quatre segments thoraciques pour cette même région et note, chez les individus âgés, la présence d'une zone de transition dont il ne précise pas les caractères, avec la région postérieure en forme de sac. Caullery et Mesnil ignorent totalement ce dernier détail et décrivent chez la femelle une région antérieure parfaitement identique à la région correspondante du mâle ; elle comprendrait, toujours d'après ces auteurs, la tête à laquelle est soudé le premier somite thoracique et quatre segments thoraciques libres. A la même époque, Sars, interprétant les dessins de Buchholz, compte uniquement trois segments thoraciques libres entre la tête et le reste du corps très modifié de la femelle.

Ces divergences d'opinion m'ont amenée à examiner de jeunes femelles, juste après la métamorphose sexuelle, afin d'établir si une modification de la région antérieure intervenait ou non. Corrélativement, des mâles ont été maintenus en élevage de manière à permettre l'observation directe de ces modifications éventuelles. J'ai déjà mis en évidence (1967) le rôle joué par le système de jonction reliant les parties antérieure et postérieure, dont Buchholz a entrevu la présence. J'ai voulu, dans cette note, déterminer le moment où apparaît cette zone de jonction et préciser sa localisation exacte.

Matériel et méthodes.

Elminius modestus (D.), installé depuis quelques années sur les côtes bretonnes, s'est avéré être un hôte favorable pour l'*Hemioniscus balani* (Bourdon, 1963). Les gisements importants de ce Balane dans la région de Roscoff m'ont fourni tout le matériel nécessaire à la conduite de ce travail. Analysées sur le vivant, les étapes de cette métamorphose sexuelle ont été également observées sur des montages in toto au « polyvinyl lactophénol » colorés au « lignin pink ». Des montages, ainsi que des dissections d'individus colorés au « noir chlorazol » après traitement à la potasse et éclaircissement au lactophénol, ont complété les observations précédentes.

Enfin, une étude histologique a permis de préciser et de confirmer certains points. J'ai effectué des coupes sagittales d'*Hemioniscus balani* en métamorphose plus ou moins avancée et utilisé trois méthodes de coloration différentes : l'Azan, le trichrome de Mallory et la méthode à l'acide periodique Schiff (A.P.S.) avec contrôle par la diastase du malt, qui m'ont permis de distinguer les unes des autres certaines régions du tégument, d'après leurs affinités tinctoriales.

LA TRANSFORMATION MORPHOLOGIQUE DU MÂLE EN FEMELLE.

Dès le début de ce travail, j'ai pu établir que les modifications morphologiques subies par le mâle, lors de la métamorphose sexuelle, apparaissent au cours d'une seule mue et se déroulent selon un processus invariable que j'ai observé de nombreuses fois.

I. La préparation à la métamorphose.

La description morphologique la plus récente du mâle cryptoniscien d'*Hemioniscus balani*, donnée par Caullery et Mesnil, mérite quelques précisions qui feront l'objet d'une autre publication. Je me borne à donner ici des caractéristiques morphologiques très générales, permettant de comprendre plus aisément l'exposé des phénomènes analysés dans la présente note.

Le corps du mâle, de forme allongée, légèrement arqué dorsalement, mesure en moyenne 1,2 mm de long. Dans le thorax, la soudure du premier somite à la tête réduit en fait à sept le nombre des segments thoraciques libres ; de section semi-circulaire, chacun de ceux-ci est flanqué latéralement d'une plaque coxale dentée et possède une paire de péréopodes. Faisant suite au thorax, l'abdomen, constitué par cinq somites distincts porteurs de pléopodes, s'amincit progressivement vers l'extrémité postérieure de l'animal et se termine par un pléo-telson, le 6^e segment abdominal, muni d'une paire d'uropodes, étant soudé au telson.

Ce mâle d'*Hemioniscus balani*, bon nageur, mène une vie libre, visitant des hôtes successifs.

L'individu qui commence sa métamorphose sexuelle perd cette motilité, comme l'ont observé Caullery et Mesnil (1901), et se maintient dans la cavité incubatrice du Balane qui l'héberge en se nourrissant activement aux dépens de son hôte. Sur coupes histologiques, j'ai observé un accroissement rapide de la taille des deux coecums hépatiques, en rapport avec une augmentation importante du volume du contenu du tube digestif ; ces deux coecums étaient jusqu'ici très réduits chez le mâle et la quantité d'aliments qu'ils contenaient, très faible. Cette vie sédentaire se poursuivra chez la future femelle jusqu'à la libération de ses larves qui déterminera inéluctablement sa mort. L'apparition d'un renflement ventral, au niveau des 5^e, 6^e et 7^e sternites thoraciques libres, est le premier signe morphologique qui permet

de reconnaître un mâle en début de métamorphose sexuelle. Les membranes articulaires reliant les sternites de cette région commencent à se tendre. Ce phénomène est provoqué en grande partie par l'accroissement en taille des coecums hépatiques. Ceux-ci continuent à augmenter de volume, tandis que les cellules de l'épiderme sous-jacent se multiplient activement au niveau des trois derniers somites thoraciques libres et de l'abdomen. Elles sécrèteront le squelette de la

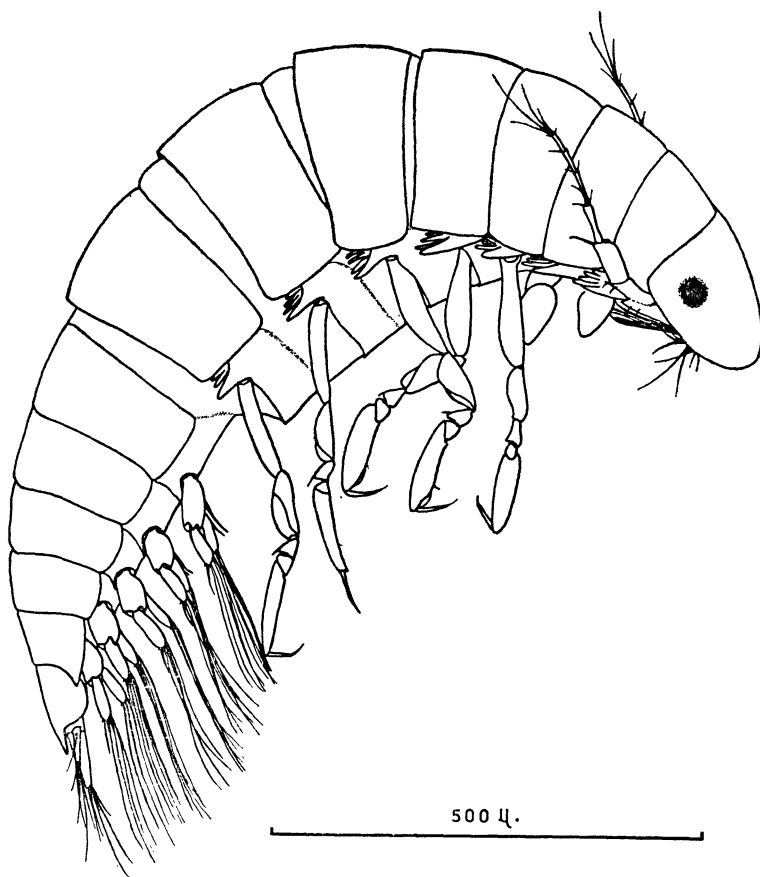


FIG. 1
Hemioniscus balani vu de profil.

Préparation à la demi-mue de métamorphose sexuelle : extension des formations articulaires reliant les 4°, 5°, 6°, 7° somites thoraciques libres et le 7° segment thoracique libre au premier somite abdominal.

région postérieure de la future femelle. De l'augmentation de volume de la région postérieure, il résulte une forte pression interne qui accroît encore le phénomène de tension des membranes articulaires reliant les 4°, 5°, 6°, 7° somites thoraciques libres et le 7° segment thoracique libre au premier somite abdominal. Les formations articulaires dorsales, plus importantes que celles de la région sternale, sont normalement repliées sous chaque tergite correspondant ; elles vont progressivement se tendre entre les tergites (Fig. 1).

Il ne s'agit donc absolument pas d'une « hypertrophie progressive des anneaux thoraciques V-VII », comme le soutenaient Caullery et Mesnil (1901), mais d'une simple tension des formations articulaires reliant les somites de cette région, auparavant partiellement télescopés. Cela entraîne un accroissement notable de l'animal en longueur. Au contraire, le contour de ces somites ne pouvant grandir, l'allure de

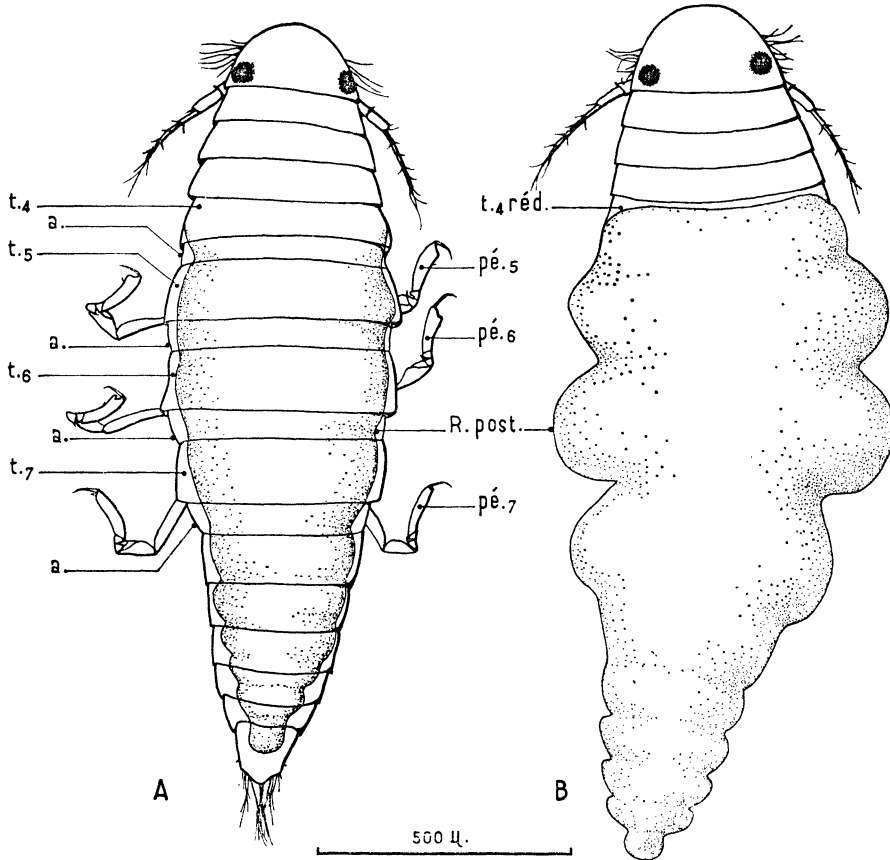


FIG. 2

Hemioniscus balani en vue dorsale.

A) Préparation à la demi-mue de métamorphose sexuelle.

a. : formations articulaires ; pé.5 : péréiopode 5 ; pé.6 : péréiopode 6 ; pé.7 : péréiopode 7 ; R.post. : région postérieure de la future femelle visible par transparence sous l'ancien tégument ; t.4, t.5, t.6, t.7 : 4^e, 5^e, 6^e, 7^e tergites thoraciques libres.

B) Femelle immédiatement après la demi-mue de métamorphose sexuelle.

R.post. : région postérieure, très modifiée et dépourvue d'appendices, de la femelle ; t.4 red. : 4^e tergite thoracique libre réduit.

l'animal se trouve modifiée et il apparaît plus mince en vue dorsale qu'un mâle typique. Au cours de cette période préparatoire à la mue, la partie antérieure d'*Hemioniscus balani*, composée de la tête soudée au premier somite thoracique et de quatre segments thoraciques libres, ne subit aucune modification.

Le comportement de l'animal parvenu à ce stade est considérablement modifié. Il a perdu toute faculté de nager. La distension des formations articulaires du squelette entraîne une rigidité presque totale du corps, l'abdomen ne pouvant se rabattre ventralement.

Les trois dernières paires de péréiopodes ainsi que les pléopodes sont maintenant totalement inertes. En outre, les chromatophores bruns de la livrée de tels individus paraissent très contractés. L'animal rampe péniblement grâce aux quatre péréiopodes de sa région antérieure, traînant derrière lui la partie postérieure distendue de son corps (Fig. 2, A).

II. L'exuviation.

L'exuviation marque le passage de l'état mâle à l'état femelle. C'est un phénomène relativement complexe dont les processus, qui se déroulent toujours dans le même ordre, affectent d'abord la région des trois derniers segments thoraciques déjà impliqués dans les phénomènes décrits précédemment. On observe, en premier lieu, l'apparition de fentes transversales au niveau des membranes intersegmentaires, tendues entre les 4°, 5°, 6° et 7° somites thoraciques libres et entre le 7° segment thoracique libre et le 1^{er} somite abdominal. Simultanément, il y a rupture du squelette au niveau de la jonction entre tergite et plaque coxale, pour chacun des trois derniers somites thoraciques libres ; cela rappellerait la fente longitudinale située latéralement à la jonction coxo-tergale des segments thoraciques libres, observée par Tait (1917) lors de l'exuviation de la Ligie.

Dans cet état, l'animal peut porter quelque temps dorsalement les tergites de ces trois somites thoraciques, séparés les uns des autres, reposant sur le nouveau tégument. Trois ensembles distincts peuvent être recueillis sur la face ventrale, comprenant chacun un sternite auquel sont associés les plaques coxales et les péréiopodes du même segment. Ce morcellement des trois derniers segments thoraciques libres représente déjà une originalité par rapport à la mue en deux temps classiquement décrite chez les Isopodes. En effet, chez les Isopodes marins et terrestres étudiés, l'exuvie de la région postérieure reste entière. Ce morcellement pourrait rappeler, d'une certaine manière, le phénomène de fragmentation du squelette observé par C. Tchernigovtzeff (1960) lors de la mue du Bopyre.

En avant du 5° somite thoracique libre, se détache, sur la face dorsale, un demi anneau tégumentaire, qui représente la région postérieure du 4° tergite thoracique libre et correspond aux 3/5 de sa longueur au niveau du plan sagittal de l'animal. En fait, lorsqu'on examine à la loupe binoculaire une jeune femelle après la mue de métamorphose sexuelle, il est facile de recueillir chaque fois cette portion postérieure du 4° tergite thoracique libre, qui est complètement détachée, restant parfois fixée à l'animal uniquement au niveau de l'une des plaques coxales du 4° somite thoracique libre.

Le 4° tergite thoracique libre est par conséquent très étroit (Fig. 2, B), tandis que les sternites et les plaques coxales du même somite ne sont pas modifiés. La présence des plaques coxales intactes sur chaque côté de l'animal, en vue dorsale ou ventrale, peut tromper

l'observateur qui ne voit pas alors la diminution importante en longueur de ce tergite ; celui-ci est d'ailleurs plus étroit dans sa partie médiane.

Tout se passe comme si la limite antérieure de cette demi-mue de métamorphose sexuelle était reportée vers l'avant de l'animal, sur sa face dorsale, d'une distance égale aux $\frac{3}{5}$ de la longueur antéro-postérieure du 4^e tergite thoracique libre. Ce fait marque une divergence topographique par rapport à la ligne de rupture cuticulaire transversale qui, en règle générale, s'effectue chez les Isopodes, au niveau de la membrane articulaire située entre les 4^e et 5^e segments thoraciques libres, lors de la mue en deux temps.

L'animal se dégage ensuite passivement du fourreau constitué par l'ancien tégument de l'abdomen du mâle. Cette exuvie, examinée de nombreuses fois, ne présente aucune zone de rupture. La région postérieure ainsi dégagée a perdu toute segmentation et ne possède plus d'appendices. C'est une sorte de sac aplati dorso-ventralement, portant (Fig. 2 B), comme l'avaient signalé Caullery et Mesnil, trois paires d'expansions latéro-dorsales correspondant à la région des trois derniers somites thoraciques libres du mâle. Le sac se termine par une 7^e expansion impaire, peu développée et qui, elle, s'identifie à l'abdomen du mâle (Fig. 2 B).

Cependant, j'indiquerai ici la présence d'une 4^e paire d'expansions latéro-dorsales, plus petites que les précédentes et placées antérieurement par rapport à celles-ci ; elle correspond sans aucun doute à la zone du 4^e tergite thoracique libre, ayant subi la mue en même temps que toute la région postérieure de l'animal (Fig. 2, B). La perte des trois dernières paires de péréiopodes et des appendices abdominaux s'effectue en un seul temps lors de cette demi-mue postérieure. Le schéma classique d'un individu intermédiaire, possédant les caractères morphologiques présents à l'état femelle, mais encore porteur des trois dernières paires de péréiopodes, mentionné par Caullery et Mesnil (1901) d'après les travaux de Buchholz (1866), est par conséquent inexistant.

L'un des traits les plus singuliers de cette métamorphose en femelle est l'absence de mue du tégument de la presque totalité de la région antérieure, qui devrait normalement succéder à la demi-mue postérieure. J'ai observé au contraste de phase des appendices de la région antérieure d'individus ayant subi une telle demi-mue postérieure, sans jamais déceler le moindre indice de préparation à la mue. J'ai également examiné, sur le vivant, le tégument de la région antérieure de tels animaux, mais n'ai jamais pu observer à ce niveau une fragmentation du squelette comparable à celle qui a été mise en évidence par C. Tchernigovtzeff (1960) lors de la mue du Bopyre. Des individus ayant subi cette demi-mue de métamorphose sexuelle ont été fixés en vue d'une étude histologique.

III. Données histologiques.

L'examen des coupes histologiques montre que l'épiderme sous-cuticulaire s'épaissit dans la région qui sera intéressée par la demi-

mue de métamorphose ; cette région comprend toute la partie du corps postérieure au 4^e somite thoracique libre, ainsi que la presque totalité du 4^e tergite thoracique libre sur la face dorsale. Les cellules de l'épiderme sont très hautes et l'on y observe de nombreuses images

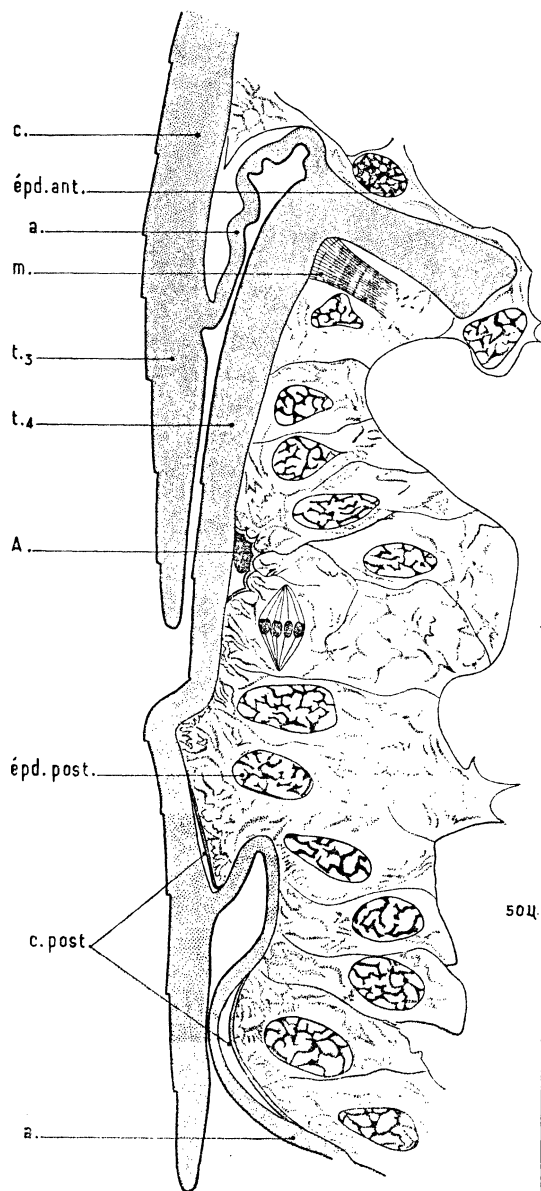


FIG. 3

Vue en coupe de la région du 4^e tergite thoracique libre chez *Hemioniscus balani* en métamorphose sexuelle.

Préparation de la demi-mue postérieure. La coupe est sagittale.

A. : système de jonction annulaire en début de sécrétion ; a. : formation articulaire ; c. : cuticule ; c.post. : nouvelle cuticule de la future région postérieure de la femelle ; épd.ant. : épiderme sous-cuticulaire de la région antérieure ; épd.post. : épiderme sous-cuticulaire de la future région postérieure ; m. : muscle ; t.3, t.4 : 3^e et 4^e tergites thoraciques libres.

de mitoses, responsables de l'extension future de la région postérieure (Fig. 3).

L'épiderme de la région antérieure reste au contraire très mince et ses cellules ne présentent aucune activité. Une nouvelle étape, précédant de peu l'exuviation, est caractérisée par la présence d'une

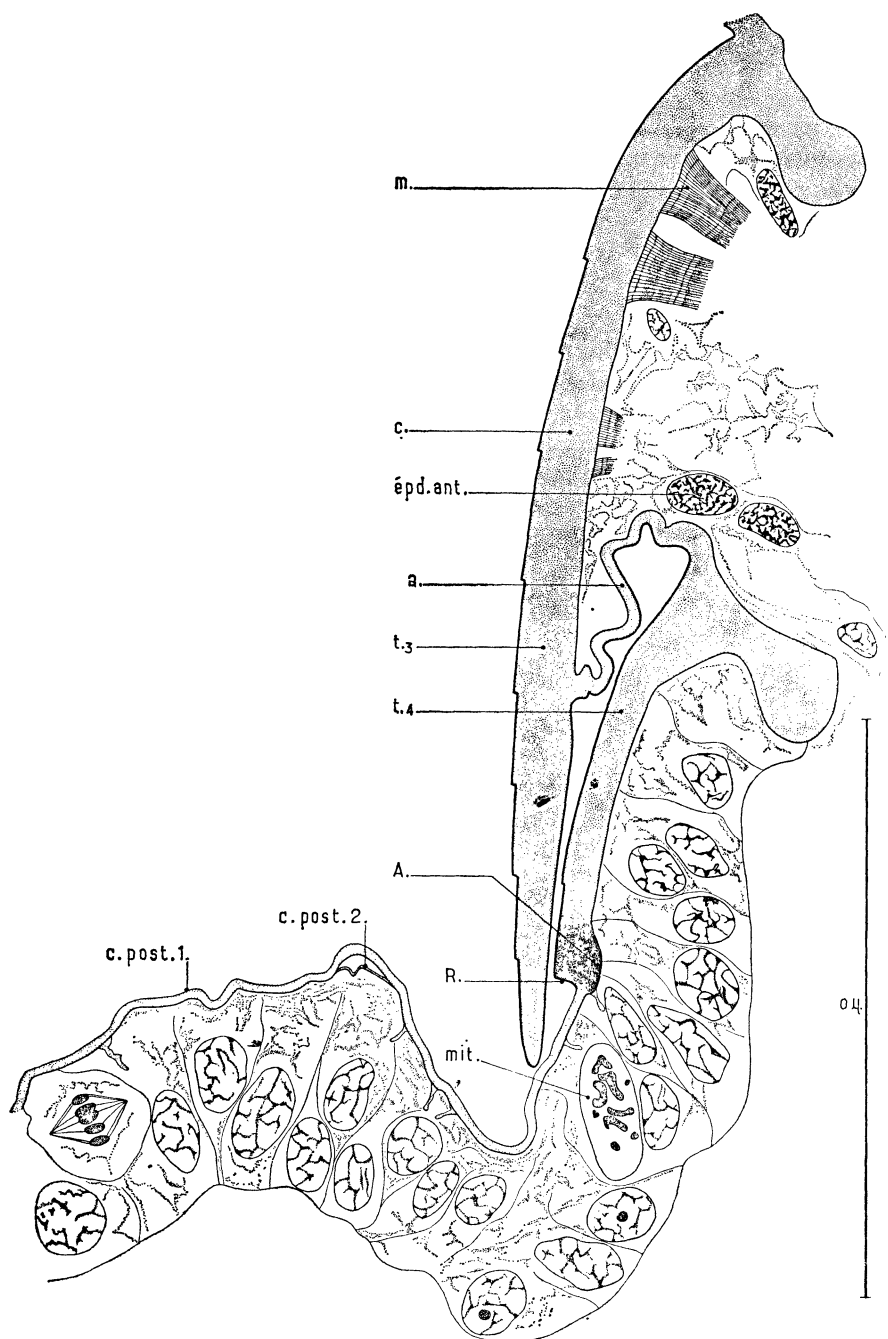


FIG. 4

Hemioniscus balani ayant subi la demi-mue de métamorphose sexuelle.

Vue en coupe de la région du 4^e tergite thoracique libre de la jeune femelle. Préparation d'une nouvelle mue n'intéressant que la région postérieure. La coupe est sagittale.

A. : système de jonction annulaire ; a. : formation articulaire ; c. : cuticule ; c.post.1 : cuticule de la région postérieure de la femelle ; c.post.2 : nouvelle cuticule de la région postérieure de la femelle ; ép.d.ant. : épiderme sous-cuticulaire de la région antérieure ; m. : muscle ; mit. : figure mitotique ; R. : zone de rupture cuticulaire = limite antérieure de la demi-mue de métamorphose sexuelle ; t.3, t.4 : 3^e et 4^e tergites thoraciques libres.

sécrétion ambrée, ne prenant que très mal les colorants utilisés (Fig. 3). Cette sécrétion située entre l'ancienne cuticule et l'épiderme, aux 3/5 antérieurs du 4^e tergite thoracique libre, ne forme pas encore un anneau continu, mais des amas disposés de place en place. Je n'ai observé ce phénomène que chez trois animaux, malgré le nombre important d'individus examinés, et uniquement sur la face dorsale. Ce stade serait donc fugace.

L'étape suivante est caractérisée, au même niveau, par la présence d'un anneau continu de sécrétion, aussi bien sur la face ventrale que sur la face dorsale (Fig. 4).

La rupture de l'ancienne cuticule s'effectue au niveau de cet anneau de sécrétion qui représente le point de départ de la formation de la zone de jonction, signalée lors d'une précédente note (1967), entre la région antérieure et la région postérieure très modifiée chez la femelle. On observe de nombreuses images de mitoses parmi les quelques cellules de l'épiderme se trouvant au niveau de cet anneau de sécrétion.

De tels individus, ayant déjà subi la demi-mue postérieure, ne présenteront jamais aucun signe de préparation à la mue dans la région antérieure. Or C. Juchault-Stoll a montré en 1964 que la couche préexuviale était déjà formée dans la région antérieure lors de la mue postérieure chez *Paragnathia formica* ; par ailleurs, Messner (1965) a établi que, chez l'Isopode terrestre *Porcellio scaber*, l'épicuticule se forme simultanément sur tout le corps au cours de la préparation à la mue. Cela confirme donc les observations macroscopiques précédentes et permet d'établir, chez *Hemioniscus balani*, que seule la région postérieure à cet anneau de sécrétion conserve la faculté de muer lors de la métamorphose sexuelle.

CONCLUSION.

Quatre faits principaux, intimement liés, se dégagent de cette étude et concourent à donner à la mue de métamorphose sexuelle un caractère très original.

Bien que nous n'ayons encore aucune donnée au sujet de la croissance des stades précédant la métamorphose sexuelle, l'absence de mue du tégument pour la presque totalité de la région antérieure, aussi bien au moment de la métamorphose que lors des mues ultérieures chez la femelle, singularise cet Epicaride parmi les autres Isopodes ; ces derniers, d'après les observations classiques, muent en deux temps, la mue de la région postérieure précédant celle de la région antérieure, d'un laps de temps variable. L'animal ne subit donc qu'une demi-mue postérieure, dont le déroulement reste original, malgré les rapprochements que l'on peut tenter d'effectuer avec d'autres Isopodes.

La limite antérieure de cette demi-mue de métamorphose sexuelle est reportée, uniquement dans la région dorsale, vers l'avant de l'animal, diminuant ainsi le 4^e tergite thoracique libre des 3/5 de

sa dimension antéro-postérieure. Cette particularité, non encore signalée à ma connaissance chez d'autres Isopodes, constitue peut-être le trait le plus étonnant de cette étude. On pourrait d'ailleurs interpréter différemment ces faits, en considérant la portion du 4^e tergite thoracique libre qui subit l'exuviation, comme un vestige de mue antérieure.

La présence d'un système de jonction reliant, dès la métamorphose, les régions antérieure et postérieure de la femelle est fonction du fait qu'il n'y a pas de mue du tégument de la région qui lui est antérieure. Ce système de jonction permet, comme je l'ai précédemment expliqué, aux demi-mues postérieures successives de s'effectuer chez la femelle.

Il serait intéressant d'entreprendre une étude comparative chez d'autres Epicarides, bien que l'on puisse penser que la biologie particulière d'*Hemioniscus* soit responsable de telles originalités.

Summary

The male of *Hemioniscus balani*, a protandrous hermaphrodite Epicaridea keeps its isopodan segmentation during its male cycle. During its sexual metamorphosis it undergoes a transient state, characterized by distension of articular membranes connecting the last three free thoracic segments. Then this animal undergoes only half a moult, localised not only in the portion of the body which comes after the fourth free thoracic segment, but also in an important part of the tergite of the same somite. So *H. balani* acquires female morphological characters without any indication of anterior moulting. Without any doubt the posterior moult is in connection with the characteristic duality of isopodan moult, yet it retains its originality by its course and by the unusual site of the transverse cuticular split which is more anterior than in any other Isopods. The female has an anterior portion almost identical to the corresponding part of the male, while the remaining portion does not show any segmentation and appendages. A peculiar system of junction between those two parts of the female body occurs consecutively with the first female stage and will allow successive half moults.

Zusammenfassung

Der *Hemioniscus balani*, ein protandrischer Epicaride, besitzt im männlichen Stadium eine normale Isopoden-Segmentation. Anlässlich der sexuellen Umwandlung passiert er eine Uebergangsphase, charakterisiert durch eine Dehnung der Gelenkgebilde, die die drei letzten freien Brustsomiten unter einander verbinden. Das Tier erleidet hierauf eine einzige Halbhäutung, und zwar nicht nur am Körperabschnitt hinter dem vierten freien Brustsegment, sondern ebenfalls an einem beträchtlichen Teil des Tergum des gleichen Somiten. Der *Hemioniscus balani* nimmt also die morphologischen Charakteristica des Weibchens an, ohne jegliches Anzeichen einer Häutung, was die Hülle seines Vorderteiles betrifft. Die hintere Halbhäutung, die zweifelsohne in Verbindung steht mit der für die Isopoden eigentümlichen Häutungs dualität, weicht hingegen von der Häutung der übrigen durch die Besonderheit ihres Ablaufs und die ungewöhnliche Lage der Hautbruchstelle ab; -Hautbruchstelle, die quer liegt und sich auf dem Rücken weiter vorne befindet, als bei den anderen Isopoden. Der Vorderteil des Weibchens entspricht fast genau dem entsprechenden Abschnitt des Männchens, währenddem der Rest der Körpers jegliche Spur von Segmentation und Gliederbildung verloren hat. Das Vorhandensein eines besonderen Verbindungssystems zwischen diesen beiden Körperteilen, und zwar vom ersten weiblichen Stadium an, erlaubt die später erfolgenden Halbhäutungen.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BATE, SP. C. et WESTWOOD, J.O., 1868. — A history of British Sessile-eyed Crustacea. 2, London.
- BOURDON, R., 1963. — Epicarides et Rhizocéphales de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, 4, pp. 415-434.
- BUCHHOLZ, R., 1886. — Ueber *Hemioniscus*, eine neue Gattung parasitischer Isopoden. *Zeitsch. für Wiss. Zool.*, 16, pp. 303-325.
- CAULLERY, M. et MESNIL, F., 1899. — Sur la morphologie et l'évolution sexuelle d'un Epicaride parasite des Balanes (*Hemioniscus balani* Buchholz). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 129, pp. 770-773.
- CAULLERY, M. et MESNIL, F., 1901. — Recherches sur l'*Hemioniscus balani* Buchholz, Epicaride parasite des Balanes. *Bull. scient. Fr. et Belg.*, 34, pp. 316-362, 2 pl.
- GOUDEAU-COURTOT, M., 1967. — Mue et croissance de la femelle, chez l'Isopode Epicaride *Hemioniscus balani* Buchholz. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 264, pp. 1438-1440.
- JUCHAULT-STOLL, C., 1964. — La mue en deux temps chez *Paragnathia formica* (Hesse). *Arch. Zool. exp. gén.*, N. et R., 104, n° 1, pp. 1-22.
- KOSSMANN, R., 1884. — Neues über Cryptonisciden. *Sitz. ber. K. Akad. der Wissensch. Berlin*, t. XXII, pp. 457-473.
- MESSNER, B., 1965. — Ein morphologisch histologischer Beitrag zur Häutung von *Porcellio scaber* (Latr.) und *Oniscus asellus* (L.) (Isopoda terrestria). *Crustaceana*, 9, n° 3, pp. 285-301.
- SARS, G.O., 1899. — An account of the Crustacea of Norway-vol. II, Isopoda. Part XIII, XIV-Cryptoniscidae.
- TAIT, J., 1917. — Experiments and observations on Crustacea-Part 2 : Moulting of Isopods. *Proceed. Royal Soc. Edinburg*, 37, pp. 59-68.
- TCHERNIGOVITZEFF, C., 1960. — Nouvelles observations sur la mue de *Bopyrus fougereuxi*, Isopode parasite de *Leander serratus* (Pennant). *C.R. Acad. C. Paris*, 250, pp. 188-189.